

BULLETIN
DU
MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ANNÉE 1960. — N° 2

437^e RÉUNION DES NATURALISTES DU MUSÉUM

3 MARS 1960

PRÉSIDENTE DE M. LE PROFESSEUR J. BERLIOZ

COMMUNICATIONS

*SUR LA CLASSIFICATION DES BOÏDÉS
DE MADAGASCAR ET DES MASCAREIGNES*

Par ROBERT HOFFSTETTER

Diverses publications récentes remettent en question la classification des Boïdés de la région malgache (Madagascar et Mascareignes). Certaines sont fondées sur des observations trop sommaires, parfois même erronées. Elles demandent une mise au point.

Dans la région considérée, quatre genres ont été, dès leur création, rattachés aux Boïdés. Ils comprennent d'une part *Acrantophis* et *Sanzinia*, qui habitent Madagascar (le premier est aussi connu à la Réunion, selon GUIBÉ 1949); d'autre part *Casarea* et *Bolyeria*, des Mascareignes (tous deux actuellement confinés à l'île Ronde; le premier est subfossile à l'île Maurice¹).

Les quatre genres ont été longtemps classés dans la sous-famille des Boïnés, avec laquelle ils s'accordent par l'absence de dents sur le pré-maxillaire et par la disparition de l'élément osseux supra-orbitaire (généralement interprété comme un postfrontal). Cette classification paraît

1. Depuis ma publication de 1946, où je signalais la présence de Bolyérinés subfossiles à la Mare aux Songes (île Maurice), j'ai pu examiner des pièces squelettiques des genres *Bolyeria* et *Casarea*. C'est avec ce dernier que s'accorde le matériel subfossile, qui pourrait représenter une espèce éteinte.

légitime pour les deux Serpents de Madagascar, qui rappellent respectivement les genres sud-américains *Constrictor* et *Corallus*. Elle ne l'est pas pour les deux genres des Mascareignes.

En effet, j'ai montré en 1946, que *Casarea* et *Bolyeria* diffèrent de tous les autres Boïdés par la présence d'hypapophyses développées depuis l'axis jusqu'à la région cloacale. L'importance de cette particularité m'a conduit à placer ces deux genres dans une sous-famille propre, les *Bolyeriinae*. La légitimité de cette création a été pleinement confirmée par les études anatomiques effectuées par ANTHONY et GUIBÉ (1951, 1952), qui ont montré que les Bolyérinés se singularisent en outre par : a) la présence d'une articulation maxillo-maxillaire qui divise le maxillaire en deux tronçons ; b) le dédoublement corrélatif de l'articulation maxillo-palatine ; c) l'absence de tout vestige du membre postérieur et de sa ceinture ; d) la forme de l'hyobranchium qui rappelle le type colubridé.

Ces diverses observations conduisent à séparer les Bolyérinés comme une sous-famille très caractérisée. Au contraire, le maintien parmi les Boïdés des deux genres de Madagascar n'est pas mis en doute par les auteurs cités plus haut.

Par contre, ROMER (1956, pp. 572-573), s'appuyant sur un travail inédit de McDOWELL, réunit les 4 genres considérés en une nouvelle sous-famille, les *Sanziniinae*, avec la définition suivante : « Similar to Boinae, but hypapophyses on all thoracic vertebrae. A mascarene assemblage, more or less fossorial ». Notons dès à présent que cette diagnose est contredite par nos propres observations : en réalité, les deux Serpents de Madagascar n'ont d'hypapophyses bien développées que dans la région dorsale antérieure ; d'autre part, des 4 genres, seul *Bolyeria* présente des tendances fouisseuses.

DARLINGTON (1957, pp. 222-223) adopte cependant la classification proposée par ROMER et précise que « McDOWELL (in letter) notes that the Madagascan boids... have hypapophyses on all the thoracic vertebrae... » Il ajoute que « it has recently been suggested that Mauritius « boids » are really primitive colubrids », sans toutefois donner l'auteur de cette curieuse hypothèse, ni les bases sur lesquelles elle repose.

Plus récemment, DOWLING (1959, pp. 44-45) revient à la classification adoptée par les auteurs français : il replace les genres de Madagascar parmi les Boïdés, mais met encore en doute l'appartenance aux Boïdés des Bolyérinés (sans toutefois retenir leur rattachement aux Colubridés).

Nous considérons successivement les deux points du débat.

A. LES BOLYÉRINÉS S'APPARENTENT AUX BOÏDÉS ET NON AUX COLUBRIDÉS.

1) *Casarea*. — Grâce à l'obligeance de M. le Professeur GUIBÉ, j'ai pu observer la tête osseuse décrite par ANTHONY et GUIBÉ (1952, fig. 2-3) et préparer le squelette post-cranien du même individu. Si l'on met à

part les particularités relevées plus haut, on constate que les autres caractères squelettiques imposent un rapprochement avec les Boïdés.

Les proportions générales de la tête osseuse, allongée et étroite, sont déjà significatives. Il en est de même de la mandibule, dont la longueur est sensiblement égale à celle du crâne : ce dernier caractère est dû au fait que le quadratum n'est pas incliné vers l'arrière (au contraire, chez les Colubroïdes, l'articulation quadrato-mandibulaire est reportée très en arrière, de sorte que la mandibule est nettement plus longue que le crâne).

Les divers caractères craniens parlent dans le même sens. Il est même remarquable de retrouver chez *Casarea* tous les traits distinctifs que j'avais relevés au cours de ma description du squelette des Ophidiens (HOFFSTETTER 1939) pour séparer les Hénophidiens (= Booïdes) des Cænophidiens (= Colubroïdes). Les nasaux conservent un contact latéro-postérieur avec les préfrontaux. Ceux-ci présentent une longue pointe antérieure (atrophiée chez les Colubroïdes), mais au contraire des Boïdés, elle s'appuie sur le maxillaire et est séparée du nasal. Les frontaux et le pariétal se réunissent non seulement au-dessus, mais aussi *au-dessous* du grand foramen optique. Le pariétal, très long, présente la bulbosité caractéristique des Boïdés ; comme chez ceux-ci, il porte une crête sagittale dans sa moitié postérieure. Sur la face ventrale du basioccipital, le processus basioccipital est à peine sensible. Le basisphénoïde porte une crête sagittale nette. Le palatin ne se prolonge pas en arrière de son processus prévomérien ; le foramen palatin est visible sur la face dorsale. Le maxillaire est dépourvu de processus ectoptérygoïde. Comme chez les Boïdés, l'ectoptérygoïde ou transverse s'articule sur la face latérale du ptérygoïde et s'applique longuement sur la face dorsale de l'extrémité postérieure du maxillaire. Le quadratum, très court, est dépourvu de la crête longitudinale externe visible chez les Colubridés.

La mandibule a une conformation typiquement booïde. Elle comprend 5 éléments, dont un coronoïde (toujours disparu chez les Colubroïdes). L'articulaire s. l. rappelle par sa forme et ses proportions celui des Boïdés (bien que les joues ducs au préarticulaire et au supra-angulaire soient moins développées) ; au fond de la fosse mandibulaire, le canal de Meckel débouche par un foramen de taille réduite ; en avant de la même fosse, l'os ne présente pas l'allongement caractéristique des Colubroïdes. Le splénial est construit comme celui des Boïdés ; avec une courte lèvre supérieure et une lèvre inférieure plus longue, il surplombe le sillon de Meckel. Sur le dentaire, le sillon de Meckel est ouvert jusqu'à l'extrémité symphysaire (il se referme en avant chez les Colubroïdes) et le *foramen mentale* occupe une position très antérieure.

La colonne vertébrale compte 341 vertèbres, dont 228 précloacales, munies de côtes libres : des chiffres aussi forts sont inconnus chez les Colubroïdes. Les vertèbres elles-mêmes ont un style évident de Boïdés ; au point qu'en étudiant les pièces subfossiles de l'île Maurice je n'ai pas hésité à les attribuer à cette famille, malgré la présence constante d'hypapophyses ; c'est ce qui m'a conduit à rechercher ce caractère insolite chez les formes vivantes de l'île Ronde (dont les vertèbres n'avaient

pas encore été décrites). Notons d'ailleurs que, chez les Colubroïdes, la persistance d'hypapophyses s'accompagne du développement de parapophyses saillantes vers l'avant au-dessous de l'articulation costale ; au contraire, chez les Bolyérinés, on n'observe pas de pointe parapophysaire.

2) *Bolyeria*. — J'ai pu étudier sa tête osseuse (fig. par ANTHONY et GUIBÉ 1952) et une radiographie de l'ensemble de l'animal (Laboratoire d'Herpétologie, Muséum) ainsi que 3 vertèbres thoraciques postérieures (communiquées par le British Museum). Il s'agit évidemment d'un proche parent du précédent, mais il présente quelques modifications dues à un mode de vie différent. Je n'ai pas trouvé d'observations biologiques précises sur ce Serpent, qu'on qualifie habituellement de fousseur. Sa forme extérieure, avec une tête conique non séparée du tronc, parle dans ce sens ; il est d'ailleurs significatif que BOIE l'ait d'abord rattaché au genre *Eryx*, subarénicole. Mais je crois qu'il s'agit d'un subfousseur plutôt que d'un vrai fousseur, car ses vertèbres conservent des hypapophyses développées tout au long du tronc et sa queue (bien que plus courte que celle de *Casarea*) reste relativement longue (env. 90 vertèbres en arrière de la dernière paire de côtes libres) et effilée.

Comparé à *Casarea*, *Bolyeria* montre une tête osseuse plus courte, plus trapue. Mais la partie faciale du crâne, le palais et la mandibule sont pratiquement identiques. Seule la boîte crânienne présente quelques différences : le pariétal est plus court (tout en restant bulbeux) et n'a plus de crête sagittale ; le basioccipital porte un processus basioccipital net, prolongé en avant sur le basisphénoïde (raccourci) par un saillant sagittal très puissant.

La colonne vertébrale ne compte plus que 285 vertèbres (d'après la radiographie), dont 198 pour la région pré-cloacale. Les vertèbres ont le même style que chez *Casarea*, mais se distinguent par leurs prézygapophyses qui forment une pointe aiguë saillante au-delà du bord de la facette articulaire.

En conclusion, les Bolyérinés présentent des affinités marquées avec les Boïdés. Ils se distinguent de la masse de ceux-ci par les caractères relevés plus haut. On pourrait en ajouter d'autres : orbite non fermée en arrière, le postorbital n'atteignant pas l'ectoptérygoïde ; préfrontal longuement appuyé sur le maxillaire ; présence, de chaque côté du condyle occipital, d'un tubercule formé par l'exoccipital (que l'on retrouve chez les Anilidés) ; disque du stapes beaucoup plus superficiel, non enfoncé dans la paroi crânienne ; disque suprastapédial occupant sur le quadratum une position plus haute ; coronoïde réduit ; dentaire tordu. Il est probable qu'une étude plus précise mettrait en évidence d'autres singularités ; mais elle nécessiterait une dissociation des crânes, actuellement interdite par la rareté du matériel disponible.

Par leurs caractères fondamentaux, les Bolyérinés entrent dans la super-famille des Boïdés. Leur rattachement aux Boïdés dépend de la définition que l'on conviendra d'attribuer à ceux-ci. Une diagnose

trop stricte des Boïdés (faisant état par exemple de vestiges du membre postérieur, d'absence d'hypapophyses dans la partie postérieure du tronc, etc...) conduirait à séparer *Casarea* et *Bolyeria* en une famille distincte (*Bolyeriidae*), mais proche de celle des Boïdés. Je crois cependant qu'il est plus naturel de les maintenir parmi ces derniers, dont on devra modifier la définition en conséquence.

Parmi les Boïdés, les Bolyérinés sont bien individualisés. Ils ont conservé des caractères primitifs, inconnus chez les autres membres de la famille : présence d'hypapophyses sur toutes les vertèbres dorsales ; brièveté du supratemporal et du quadratum. Leurs autres particularités indiquent au contraire une spécialisation (parfois dans un sens qu'on peut qualifier de « colubroïde »). J'en conclus, comme je l'avais fait en 1946, que les Bolyérinés sont apparemment le reliquat (spécialisé) d'un rameau ancien, qui se place à la souche des autres Boïdés. C'est à partir de cette même souche qu'on peut rechercher l'origine des Colubroïdes, mais il serait évidemment absurde d'envisager une filiation à partir des Bolyérinés actuels.

B. PRÉSENCE OU ABSENCE DES HYPAPOPHYSES DANS LA RÉGION DORSALE POSTÉRIEURE.

Dans la région dorsale antérieure, les vertèbres de Serpents présentent constamment une hypapophyse due à l'hypocentrum qui se soude au pleurocentrum de la vertèbre précédente. En outre, certains groupes montrent ces mêmes hypapophyses plus en arrière, jusqu'à la région cloacale. La présence ou l'absence de telles apophyses dans la partie postérieure du tronc a une signification phylogénique et une importance systématique, que j'ai déjà soulignées (HOFFSTETTER 1946).

En fait, la disparition des hypapophyses sur une partie du rachis est rarement complète, sauf chez les vrais fouisseurs (Typhlopidés, Leptotyphlopidés, Rhinophidés). Dans la plupart des cas, la face inférieure du centrum présente un relief axial ou carène hémale (probablement d'origine pleurocentrale et non hypocentrale) qui occupe la place de l'hypapophyse. Et il est des cas intermédiaires où l'on a quelque peine à distinguer une carène hémale tranchante d'une hypapophyse réduite. D'autre part, il arrive que les hypapophyses, effacées dans la région moyenne du tronc, réapparaissent un peu avant la région cloacale ; dans certains cas, ces « hypapophyses cloacales » se bifurquent plus en arrière et passent progressivement aux hœmapophyses caudales ; dans d'autres cas, il y a un hiatus entre hypapophyses cloacales et hœmapophyses.

C'est sans doute là qu'il faut rechercher l'explication des opinions divergentes exprimées par divers auteurs sur un même Serpent. Cependant, si l'on observe un squelette complet, aucune hésitation n'est possible pour savoir si l'on a affaire à l'un ou l'autre type. Dans un cas, on voit (habituellement vers le quart antérieur du tronc) les hypapophyses décroître rapidement pour s'effacer ou se réduire à une simple carène hémale, de sorte qu'elles permettent de différencier facilement une région

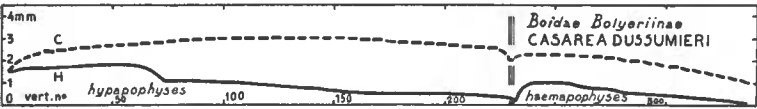
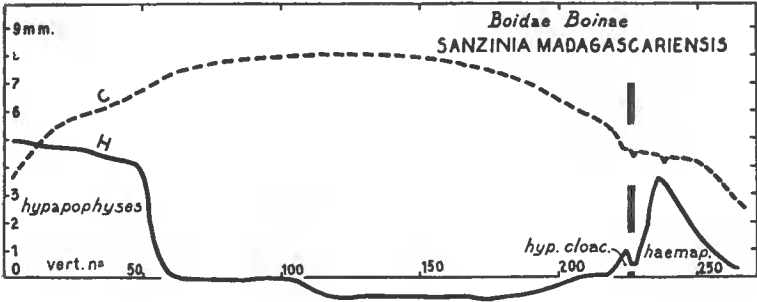
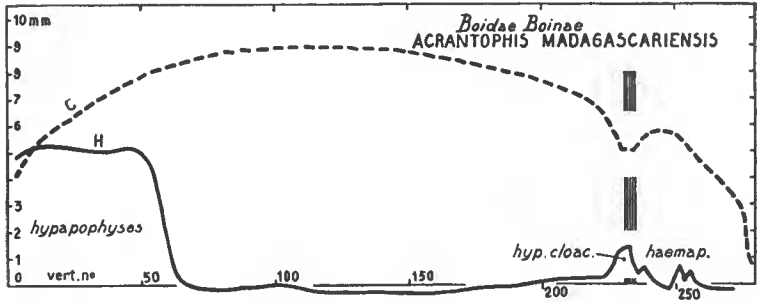
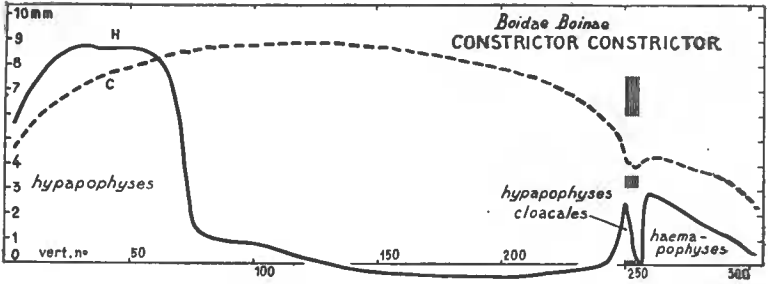


FIG. 1-4. — Longueur du centrum (C) et des hypapophyses (H) chez les vertèbres de divers Boïdés.

dorsale antérieure. Dans l'autre cas, ces hypapophyses diminuent progressivement, mais se maintiennent jusqu'à la région cloacale ; il n'y a plus alors de différenciation tranchée d'une région dorsale antérieure.

On peut traduire graphiquement le caractère. Cependant, il est difficile de mesurer directement l'hypapophyse, dont la base est mal séparée du centrum. Il est préférable de l'estimer par différence. Plusieurs essais me conduisent à préconiser le procédé suivant. En prenant comme point de référence l'angle antéro-supérieur de la neurépine, on mesure la distance de ce point : *a*) à l'extrémité postéro-inférieure de l'hypapophyse ou de la carène hémale ou de l'hæmapophyse ; *b*) au bord inférieur du condyle. La différence $a - b$ donne une estimation satisfaisante du développement de l'hypapophyse ou des saillants qui la remplacent. On notera que cette différence peut s'annuler ; elle peut même prendre une valeur négative lorsque la carène hémale ne s'étend pas jusqu'à l'extrémité postérieure du centrum.

On trouvera ci-contre les graphiques correspondant aux genres *Constrictor*, *Acrantophis*, *Sanzinia* et *Casarea*.

En abscisses sont portés les numéros d'ordre des vertèbres ; les vertèbres de la région cloacale (à lymphapophyses bifides) sont repérées par des traits verticaux. Chaque graphique comporte la courbe H (différence $a - b$) ; en outre la courbe C (longueur du centrum, mesurée du fond de la cavité glénoïde au sommet du condyle) permet d'apprécier la taille de l'individu¹ ; l'une et l'autre courbes commencent à la vertèbre n° 3, l'atlas et l'axis ne se prêtant pas à ces mesures.

On voit que *Casarea* (il en serait de même de *Bolyeria*) se distingue des autres Boïdés par le fait que les valeurs de H restent toujours positives. Cependant, on remarquera que la courbe présente un changement de pente au niveau de la vertèbre n° 73, de sorte qu'on peut encore distinguer une région dorsale antérieure, bien que sa différenciation ne soit pratiquement pas sensible à un examen direct.

Au contraire, *Acrantophis* et *Sanzinia* donnent des graphiques étonnamment comparables à celui de *Constrictor*. Il apparaît même que la différenciation d'une région dorsale antérieure est plus tranchée chez les deux genres malgaches, bien que les hypapophyses y soient relativement moins longues. Dans les trois cas, des hypapophyses cloacales sont présentes. Il en résulte que, sur cette base, il est impossible de séparer *Acrantophis* et *Sanzinia* des Boïnés. Les autres caractères squelettiques parlent aussi en faveur de leur rattachement à cette sous-famille.

On ne peut donc retenir l'hypothèse de McDOWELL (*in* DARLINGTON 1957, p. 223), qui avait cru voir des hypapophyses tout au long du tronc des Boïdés malgaches et les interprétait comme le souvenir d'une adaptations à la nage, ayant permis à leurs ancêtres d'atteindre Madagascar. Non que la remarque soit dénuée d'intérêt (je l'avais déjà formulée à propos des Colubridés malgaches), mais rien ne permet de la retenir pour les Boïdés. Il convient d'ailleurs de rappeler que cette famille était installée

1. Noter le raccourcissement remarquable des vertèbres de la région cloacale (constante chez tous les Serpents) qui marquent sans doute l'emplacement de l'ancien sacrum.

à Madagascar dès le Crétacé supérieur avec un Serpent puissant signalé en 1933 par J. PIVETEAU ; ses vertèbres, où je retrouve d'étonnantes similitudes avec *Madtoia* (du Paléocène-Eocène sud-américain), étaient déjà dépourvues d'hypapophyses dans la région dorsale moyenne et postérieure. Une installation aussi ancienne laisse supposer que les Boïnés malgaches pourraient représenter un rameau parallèle à celui des Boïnés sud-américains. Et c'est pourquoi on peut s'attendre à trouver quelques divergences entre les deux ensembles. C'est dans ce sens que j'interprète les observations d'AUFFENBERG (1958) sur la musculature du tronc de *Sanzinia*, qui diffère de celle de *Constrictor* et présente quelque analogie avec celle d'*Anilius*, c'est-à-dire avec les Anilidés. Mais la signification de telles différences ne pourra être établie que lorsqu'on aura étudié et comparé les caractères myologiques de tous les genres de Serpents.

Laboratoire de Paléontologie de Muséum.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTHONY (J.) et GUIBÉ (J.), 1951. — *Casarea*, forme de passage entre les Boïdés et les Serpents Protéroglyphes. *C. R. Ac. Sc.*, **233**, pp. 203-204.
- ANTHONY (J.) et GUIBÉ (J.), 1952. — Les affinités anatomiques de *Bolyeria* et *Casarea* (Boïdés). *Mém. Inst. Scient. Madagascar*, série A, **7**, fasc. 2, pp. 189-201, 5 fig.
- AUFFENBERG (W.), 1958. — The trunk musculature of *Sanzinia* [sic] and its bearing on certain aspects of the myological evolution of Snakes. *Breviora* (Mus. Comp. Zool. Cambridge, Mass.), n° 82, 12 p., 4 fig.
- DARLINGTON (Ph. J., Jr.), 1957. — Zoogeography : the geographical distribution of animals. In-8°, 675 p., 80 fig., New York (J. Wiley) London (Chapman & Hall).
- DOWLING (H. G.), 1959. — Classification of the Serpents : a critical review. *Copeia*, 1959, n° 1, pp. 38-52, 4 fig.
- GUIBÉ (J.), 1949. — Révision des Boïdés de Madagascar. *Mém. Inst. Scient. Madagascar*, sér. A, **3**, fasc. 1, pp. 95-105, 3 fig.
- HOFFSTETTER (R.), 1939. — Contribution à l'étude des Elapidæ actuels et fossiles et de l'Ostéologie des Ophidiens. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, **15**, mém. 3, 78 p., 13 fig., 2 pl.
- 1946. — Remarques sur la classification des Ophidiens et particulièrement des *Boidæ* des Mascareignes (*Bolyerinae* subfam. nov.). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., **18**, n° 1, pp. 132-135.
- 1955. — *Boidæ*. Traité de Paléontologie (dir. J. Piveteau), **5**, pp. 650-652. Paris (Masson).
- PIVETEAU (J.), 1933. — Un Ophidien du Crétacé supérieur de Madagascar. *Bull. Soc. Géol. France*, 5^e sér., **3**, pp. 597-602, fig. 1-3, pl. XXVIII.
- ROMER (A. S.), 1956. — The Osteology of the Reptiles. In-8°, 772 p., 248 fig. Chicago (Univ. Chicago Press).